

RICHESSE SPÉCIFIQUE DE DEUX PEUPELEMENTS D'OISEAUX FORESTIERS ÉQUATORIAUX: UNE COMPARAISON GABON-GUYANE

Christian ÉRARD

Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux). Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

A comparison is made between two communities of equatorial forest birds, one in Gabon, the other in French Guyana. Each study area covers 150-200 ha. Several factors influencing species diversity are examined: taxonomy, habitat subdivision, food requirements, localization within the forest (preference of vegetation type and height).

Though some similarity exists, exhibited patterns are rather different. Passerine contribution to the avifauna consists typically of Suboscines in Guyana and Oscines in Gabon. Generally, Guyanese birds are more frugivorous, utilize more uniformly the various layers of their habitat and a larger proportion of them exploit trunks, probing bark and epiphytes. Historical factors seem particularly relevant to explain such differences.

La comparaison de données écologiques recueillies sur des avifaunes soit dans la même région biogéographique, soit sur des continents différents mais dans le même biome, en l'occurrence la forêt tropicale, permet une analyse dynamique des peuplements et la recherche des mécanismes fondamentaux qui président ou ont présidé à leur structuration. C'est dans cette optique qu'ont été menées des études comme celles de KARR (1975, 1976a, 1976b, 1980), KARR et JAMES (1975), PEARSON (1977). Ces auteurs utilisent en fait davantage les indices de diversité que les richesses spécifiques proprement dites, avec les difficultés que cela comporte dans l'estimation des abondances et dans la signification d'échantillonnages menés en général durant de courts séjours qui sont parfois même excessivement brefs (cf. VUILLEUMIER, 1978).

La richesse spécifique, bien que ne donnant qu'une image sommaire des peuplements, permet cependant d'utiles comparaisons surtout lorsque, dans l'analyse, on prend soin de distinguer les diverses composantes de cette richesse en fonction de variables biogéographiquement ou écologiquement significatives. Des démonstrations en ont été fournies par AMADON (1973), DORST (1973), HARRISON (1962), KEAST (1972), LEIN (1972), MOREAU (1966), SHORT (1980) et SLUD (1976). Toutefois, ces auteurs ont procédé à l'échelle de continents ou du moins de grandes régions, regroupant souvent des habitats fort différents bien que, dans le cas qui nous intéresse ici, certains comme AMADON aient pris soin de ne considérer que les oiseaux forestiers.

Nous présentons ici une comparaison ponctuelle entre deux peuplements d'oiseaux de forêt naturelle, tous deux dans des zones non chassées, et dont la richesse spécifique peut être considérée comme déterminée de manière satisfaisante.

TABLEAU I.— Richesse spécifique par catégorie taxinomique des avifaunes forestières au Gabon et en Guyane.

Catégories taxinomiques	GUYANE				GABON			
	(Saut Pararé, Arataye)				(If' Passa, Makokou)			
	Glob ^t	Forêt			Glob ^t	Forêt		
ORDRE Famille	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre
PALEOGNATHIFORMES	3	3			-	-		
Tinamidae ⁺	3	3	2	1,5	-	-	-	-
PELECANIFORMES	1	-			3	-		
Phalacrocoracidae	-	-	-	-	2	-	-	-
Anhingidae	1	-	-	-	1	-	-	-
CICONIIFORMES	3	2			16	2		
Ardeidae	2	1	1	1	12	1	1	1
Ciconiidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Threskiornithidae	1	1	1	1	3	1	1	1
ANSERIFORMES	-	-			3	1		
Anatidae	-	-			3	1	1	1
FALCONIFORMES	21	11			18	9		
Cathartidae ⁺	3	1	1	1	-	-	-	-
Accipitridae	13	7	5	1,4	17	9	6	1,5
Falconidae	5	3	2	1,5	1	-	-	-
GALLIFORMES	3	3			4	3		
Cracidae ⁺	2	2	2	1	-	-	-	-
Phasianidae	1	1	1	1	4	3	3	1
GRUIFORMES	3	2			12	5		
Psophiidae ⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
Rallidae	1	-	-	-	11	4	3	1,3
Heliornithidae	-	-	-	-	1	1	1	1
Eurypyidae ⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
CHARADRIIFORMES	2	-			12	-		
Jacaniidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Recurvirostridae	-	-	-	-	1	-	-	-
Glareolidae ⁺	-	-	-	-	1	-	-	-
Charadriidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Scolopacidae	2	-	-	-	7	-	-	-
Rhyacopidae	-	-	-	-	1	-	-	-
COLUMBIFORMES	4	4			7	4		
Columbidae	4	4	3	1,3	7	4	2	2
PSITTACIFORMES	17	15			3	5		
Psittacidae	17	15	10	1,5	3	3	3	1
CUCULIFORMES	3	3			15	11		
Musophagidae ⁺⁺	-	-	-	-	3	3	2	1,5
Cuculidae	3	3	1	3	12	8	5	1,6
STRIGIFORMES	5	4			7	6		
Strigidae	5	4	3	1,3	7	6	4	1,4
CAPRINULGIFORMES	4	2			6	2		
Caprimulgidae	4	2	2	1	6	2	1	2

TABLEAU I.---(suite)

APODIFORMES	15	10			12	-		
Apodidae	3	-	-	-	12	-	-	-
Trochilidae ⁺	12	10	7	1,4	-	-	-	-
COLIIFORMES ⁺⁺	-	-			1	-		
Coliidae ⁺⁺	-	-			1	-	-	-
TROGONIFORMES	5	5			2	2		
Trogonidae	5	5	1	5	2	2	1	2
CORACIIFORMES	6	4			23	15		
Alcedinidae	5	3	1	3	10	5	4	1,2
Momotidae ⁺⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
Meropidae	-	-	-	-	3	2	1	2
Coraciidae ⁺⁺	-	-	-	-	2	-	-	-
Bucerotidae ⁺⁺	-	-	-	-	8	8	4	2
PICIFORMES	26	20			25	18		
Galbulidae ⁺	6	3	2	1,5	-	-	-	-
Bucconidae	2	2	2	1	-	-	-	-
Capitonidae	1	1	1	1	11	7	5	1,4
Indicatoridae ⁺⁺	-	-	-	-	7	6	4	1,5
Rhamphastidae ⁺⁺	5	3	2	1,5	-	-	-	-
Picidae	12	11	6	1,8	7	5	3	1,7
PASSERIFORMES	171	139			175	94		
<u>Non Passeres</u>	115	101			2	2		
Eurylaimidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
Dendrocolaptidae ⁺	15	15	10	1,5	-	-	-	-
Furnariidae ⁺	14	14	6	2,3	-	-	-	-
Formicariidae ⁺	35	33	18	1,8	-	-	-	-
Conopophagidae ⁺	2	2	2	1	-	-	-	-
Cotingidae ⁺	9	9	8	1,1	-	-	-	-
Pipridae ⁺	9	8	6	1,3	-	-	-	-
Tyrannidae ⁺	31	20	19	1,1	-	-	-	-
Pitidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
<u>Passeres</u>	56	38			173	92		
Alaudidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	-	-	-
Hirundinidae	3	1	1	1	12	2	2	1
Notacillidae	-	-	-	-	5	-	-	-
Campephagidae ⁺⁺	-	-	-	-	3	3	2	1,5
Pycnotidae	-	-	-	-	23	18	7	2,6
Laniidae ⁺⁺	-	-	-	-	10	2	2	1
Troglodytidae ⁺	4	4	4	1	-	-	-	-
Muscicapidae	5	5	4	1,2	62	36	18	2
Paridae ⁺⁺	-	-	-	-	2	2	2	1
Nectarinidae ⁺⁺	-	-	-	-	18	12	4	3
Emberizidae	27	19	13	1,5	-	-	-	-
Coerebidae ⁺	3	1	1	1	-	-	-	-
Vireonidae ⁺	7	6	3	2	-	-	-	-
Icteridae ⁺	6	1	1	1	-	-	-	-
Estrildidae ⁺⁺	-	-	-	-	13	4	3	1,3
Floceidae ⁺⁺	-	-	-	-	15	7	2	3,5
Sturnidae ⁺⁺	-	-	-	-	5	3	2	1,5
Orlidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
Dicruridae ⁺⁺	-	-	-	-	3	2	1	2
Corvidae	1	1	1	1	-	-	-	-
Total	292	227	154	1,5	344	175	104	1,7

Note: La colonne «Glob^b» donne le nombre total d'espèces observées dans chaque totalité. Les familles non représentées en zone afrotrropicale sont indiquées par (+), celles n'existant pas en région néotropicale par (++).

1. — LOCALITES ET METHODES

1. — Sites d'étude

Dans les deux pays, la richesse spécifique a été relevée sur une zone de 150 à 200 hectares de grande forêt.

Au Gabon, nous avons travaillé au Laboratoire d'Ecologie tropicale, au plateau de M'Passa près de Makokou, où nous avons résidé au total 21 mois, couvrant les diverses saisons et où A. BROSSET a lui-même effectué un grand nombre de séjours. Des données sur le type de forêt de cette région et les caractéristiques climatiques (deux saisons des pluies et deux saisons sèches, l'une beaucoup plus marquée que l'autre) ont déjà été publiées entre autres par CABALLÉ (1978), CHARLES-DOMINIQUE (1971), DUBOST (1978) et HLADIK (1978). On peut considérer que l'inventaire ornithologique y est complet (BROSSET et DRAGESCO, 1967; BROSSET et ÉRARD, 1979; ECOTROP, 1979). Les additions épisodiques ne portent que sur des espèces non forestières.

En Guyane, nous avons séjourné durant 4 mois, d'octobre 1980 à janvier 1981, au saut Pararé, sur la rivière Arataye, affluent de l'Approuague, en fin de saison sèche, début des pluies. Des informations sur la végétation et la climatologie (pluviométrie plus importante qu'au Gabon, petite saison sèche moins marquée) sont mentionnées ailleurs (GUILLOTIN, 1981; MAURY, ce volume). Peut-être notre inventaire n'est-il pas complet mais, compte tenu de la longueur de notre séjour (cf. les arguments de VUILLEUMIER, 1978), du fait que nous avons prospecté à vue, à l'aide de filets et aussi d'enregistrements magnétiques accompagnés de rediffusions, peu d'espèces ont-elles dû nous échapper. Sans doute les séjours à venir ne nous fourniront-ils que des espèces de passage ou du moins non strictement liées à la forêt.

Le tableau I affiche un total de 344 espèces au Gabon contre 292 en Guyane. Cette apparente richesse supérieure de la première localité n'est due qu'à une plus forte proportion d'oiseaux non forestiers et de migrateurs qui s'explique par le fait que l'Ivindo est bien plus large que l'Arataye, et que des zones de plantations et d'abattis traditionnels ne sont guère éloignées du grand défrichement où sont installés les bâtiments du laboratoire. Nous n'avons recensé que 4 espèces migratrices au saut Pararé contre 52 à M'Passa.

2. — Analyse de la richesse spécifique

Dans les listes établies dans chaque localité (cf. colonnes « Glob » du tableau I), nous avons dû ne retenir que les espèces forestières. Ceci pose évidemment des problèmes de critères de sélection. Il est réconfortant de noter que, sans avoir au préalable consulté son travail, nous avons procédé exactement comme AMADON (1973) et n'avons pris en considération que les espèces présentes parce qu'il y a la forêt et non celles présentes malgré la forêt, ce qui est important pour classer les oiseaux du bord des rivières et des grands chablis (pour plus de détails, cf. AMADON *loc. cit.*: 270-271).

La nomenclature et la classification adoptées sont celles de la *Check-list of birds of the world* telles qu'utilisées par MONROY *et al.* (1975) qui ont respecté les avis des auteurs presentis pour les volumes non encore publiés ou révisés.

Pour l'analyse selon des catégories écologiques, nous n'avons pas voulu suivre le découpage utilisé par MOREAU (1966) et repris par d'autres, notamment HAMEL (1980) et SHORT (1980). En effet, les familles y sont les unités de base et les membres de chacune d'entre elles se voient ainsi placés en bloc dans une catégorie déterminée. Par ailleurs, les catégories établies sont plutôt disjointes: certaines s'appuient sur l'écologie, d'autres sur la taxinomie. Certes, cela se justifiait peut-être à l'époque de MOREAU quand les connaissances sur la biologie des oiseaux africains étaient encore très maigres, pour ne pas dire nulles pour ceux de forêt. Nous avons préféré la classification présentée dans le tableau II où nous avons retenu comme terrestres les oiseaux qui passent leur vie active au sol et où l'analyse porte sur les espèces; chaque genre ou chaque famille peut alors, si nécessaire, être représenté dans plusieurs catégories.

Faute de posséder des indications quantitatives détaillées sur la composition et la variation saisonnière du

TABLEAU II. — Importance (exprimée en nombre d'espèces et en valeur relative) des diverses catégories taxinomiques composant les avifaunes forestières en Guyane et au Gabon.

	AVIFAUNE		NON-PASSEREAUX		PASSEREAUX	
	GUYANE	GABON	GUYANE	GABON	GUYANE	GABON
ORDRES	15 (13 ; 86,7%)	14 (13 ; 92,9%)	—	—	—	—
FAMILLES	39 (15 ; 38,5%)	34 (15 ; 44,1%)	24 (61,5%)	20 (58,8%)	15 (38,5%)	14 (41,2%)
GENRES	154 (7 ; 4,5%)	104 (7 ; 6,7%)	57 (37,0%)	56 (53,8%)	97 (63,0%)	48 (46,2%)
ESPECES	227 (0)	175 (0)	88 (38,8%)	81 (46,3%)	139 (61,2%)	94 (33,7%)
GENRES / FAMILLE	3,9	3,1	2,4	2,8	6,5	3,4
ESPECES / FAMILLE	5,8	5,1	3,7	4,0	9,3	6,7
ESPECES / GENRE	1,5	1,7	1,5	1,4	1,4	2,0

Note: Dans les colonnes relatives à l'ensemble de l'avifaune sont indiqués, entre parenthèses, le nombre d'unités de la catégorie taxinomique concernée comminées au Gabon et à la Guyane, puis le pourcentage que représente ce nombre par rapport au nombre total d'unités de cette même catégorie taxinomique pour le pays concerné. Dans les colonnes relatives aux non-Passereaux et aux Passereaux, les pourcentages expriment les valeurs relatives de chacune des catégories taxinomiques par rapport au nombre total d'unités qu'elle compte dans l'avifaune (% non-Passereaux + % Passereaux = 100).

régime alimentaire de chaque espèce, notamment en ce qui concerne les oiseaux de Guyane pour lesquels nous avons dû compléter notre expérience personnelle par des données de la littérature (en particulier HAVERSCHMIDT, 1968; SLUD, 1960, 1964), nous avons dû nous contenter de catégories sommaires pour établir le tableau IV. La signification de chaque entrée est que l'espèce concernée présente un régime alimentaire à base de tel ou tel type d'aliment ou encore que le type d'aliment donné entre pour au moins les deux tiers, sinon en majorité, dans la composition globale du régime de l'espèce.

Nous avons procédé de même dans la définition du substrat (sol, troncs, feuillages) et la strate forestière la plus exploitée par l'espèce lors de la recherche de nourriture (tableau V).

II. — RÉSULTATS

1. — Importance relative des diverses catégories taxinomiques

Lorsqu'on compare, au niveau des ordres, la composition de l'avifaune forestière dans chaque localité, la lecture du tableau I traduit en Guyane une plus grande richesse: en familles (3 vs 1) de Falconiformes, de genres (10 vs 3) et d'espèces (15 vs 3) de Psittaciformes, de genres (7 vs 0) et d'espèces (10 vs 0) d'Apodiformes, d'espèces (5 vs 2) de Trogoniformes, de genres (97 vs 48) et d'espèces (139 vs 94) de Passeriformes. En revanche, le Gabon apparaît mieux pourvu en genres (4 vs 2) et espèces (5 vs 2) de Gruiformes, genres (7 vs 1) et espèces (11 vs 3) de Cuculiformes, familles (3 vs 2), genres (9 vs 2) et espèces (15 vs 4) de Coraciiformes.

Le tableau II indique une bonne concordance entre les deux peuplements quant à leur composition en non-Passereaux; en revanche, les Passereaux s'avèrent plus diversifiés en Guyane qu'au Gabon, en espèces et, surtout, en genres. Ce même tableau souligne l'existence de catégories taxinomiques communes aux deux localités. Les familles partagées apparaissent dans le tableau I. Remarquons cependant que, de part et d'autre, nous trouvons un héron (*Tigrionis leucolophus* au Gabon, *Tigrisoma lineatum* en Guyane, espèces remarquablement convergentes dans leur morphologie et leur écologie), un ibis (*Bostrychia rara* au Gabon, *Mesembrinibis cayennensis* en Guyane), à peu près le même nombre de genres et d'espèces d'Accipitridés (avec en commun les genres *Spizaetus*, si *Cassinaetus* n'est pas admis, et *Accipiter*), aussi de pigeons et tourterelles (genre *Columba* en commun), de rapaces nocturnes (en commun les genres *Glaucidium* et *Lophostrix* — si *Jubula* n'est pas reconnu — représenté par *L. letti* au Gabon et *L. cristata* en Guyane, espèces très voisines par leur morphologie et leur écologie), d'engoulevents (genre *Caprimulgus* en commun) et d'hirondelles. Nous retrouvons aussi, au niveau des familles communes aux deux localités, les différences déjà mentionnées à la comparaison des ordres: davantage de perroquets, de trogons et de pics en Guyane mais, au Gabon, plus de coucous (à noter d'ailleurs le manque d'oiseaux parasites en grande forêt guyanaise comparativement au Gabon riche en coucous et indicateurs), de martins-pêcheurs et chasseurs, de barbues et de Muscicapidés *sensu lato* avec le genre *Turdus* en commun, si *Geokichla* n'est pas reconnu.

2. — Richesse spécifique selon les grandes catégories écologiques

Du tableau III ressortent les points suivants:

a) Davantage d'oiseaux, notamment des Passereaux, sont liés au milieu aquatique forestier au Gabon comparativement à la Guyane. Ce fait, très apparent à l'examen des nombres d'espèces, demeure tout aussi accusé si l'on considère les familles (colonne F du tableau III): 35 % des familles de non-Passereaux, 21,4 % de celles de Passereaux et de 29,4 % de l'ensemble de celles du peuplement ont, au Gabon, au moins un représentant inféodé au bord de l'eau, contre respectivement 25, 6,7 et 18 % en Guyane. La plus grande diversification avifaunistique au Gabon transparaît également des nombres d'espèces et de genres par famille.

Au Gabon, l'avifaune forestière des milieux aquatiques comporte: 1 Ardéidé, 1 Threskiornithidé, 1

Anatidés, 2 Rallidés, 1 Héliornithidés, 2 Alcédinidés, 2 Strigidés, 3 Muscipapés, 1 Hirundinidés et 1 Nectarinidés; en Guyane, nous trouvons: 1 Ardeidés, 1 Threskiornithidés, 1 Eurypygidés, 1 Psittacidés, 1 Trochillidés, 3 Alcédinidés et 1 Hirundinidés. Nous avons insisté plus haut sur les remarquables convergences entre les deux Ardeidés. Il en existe aussi, mais moins nettes, entre les ibis et les hironnelles. Notons aussi, en Guyane, l'absence de chouettes pêcheuses (2 espèces au Gabon) dont la place écologique paraît libre ou peut-être occupée par des chauves-souris. Cette différence dans les piscivores nocturnes contraste d'ailleurs avec le fait que, chez les diurnes, nous avons 3 martins-pêcheurs en Guyane pour un seul au Gabon.

b) Des vautours charognards forestiers existent en Guyane, contrairement au Gabon. Ceci s'explique par la capacité qu'ont les Cathartidés de repérer et de localiser les cadavres à l'odeur, faculté dont ne disposent pas les vautours de l'Ancien Monde qui ne détectent les charognes qu'à la vue et ne peuvent donc fréquenter que des milieux très ouverts.

c) Les rapaces diurnes et nocturnes de terre ferme présentent sensiblement la même importance dans les deux peuplements. Remarquons que les Falconidés occupent la forêt en Guyane mais pas au Gabon.

TABLEAU III. — Importance des diverses catégories taxinomiques selon les classes écologiques.

Catégories d'espèces		GUYANE									
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/G	
1	Non-Passereaux	8	3,5%	88,9%	25,0%	10,5%	9,9%	1	1,3	1,3	
	Passereaux	1	0,5%	11,1%	6,7%	1,0%	0,7%	1	1	1	
	Total	9	4,0%	100%	18,0%	4,5%	4,0%	2	1,3	1,3	
2	Total	1	0,5%	100%	4,2% (2,6%)	1,7% (0,6%)	1,1% (0,5%)	1	1	1	
3	Diurnes	10	4,4%	71,4%	8,3%	14,0%	12,3%	4	5	1,2	
	Nocturnes	4	1,8%	28,6%	4,2%	5,3%	4,9%	3	4	1,3	
	Total	14	6,2%	100%	12,5% (7,7%)	19,3% (7,1%)	17,2% (6,2%)	3,7	4,7	1,3	
4	Non-Passereaux	8	3,5%	36,4%	20,8%	12,3%	9,9%	1,4	1,6	1,1	
	Passereaux	14	6,2%	63,6%	26,7%	18,6%	10,1%	2,7	3,5	1,3	
	Total	22	9,7%	100%	23,1%	11,6%	9,7%	2	2,4	1,2	
5	Non-Passereaux	57	25,1%	31,5%	54,2%	64,9%	70,4%	2,8	4,4	1,5	
	Passereaux	124	54,6%	68,5%	93,3%	85,6%	89,2%	5,9	8,9	1,5	
	Total	181	79,7%	100%	69,2%	77,9%	79,7%	4,4	6,7	1,5	

Note: Découpage écologique utilisé (1^{re} colonne): 1-Oiseaux liés au bord de l'eau durant tout leur cycle annuel. 2-Charognards. 3-Rapaces (à l'exception de ceux déjà inclus en 1 et 2). 4-Terrestres. 5-Arboricoles (+ aériens). Dans chaque division écologique, les Passereaux sont séparés des autres; le total représente l'ensemble des espèces de la catégorie écologique concernée. Pour faciliter la compréhension du tableau, considérons la division 1. Pour la première ligne: en Guyane 8 espèces (N) de non-Passereaux sont liées au bord de l'eau, nombre qui représente 3,5% (Ea) de l'ensemble des espèces de l'avifaune et 88,9% (Eb) des espèces liées au bord de l'eau. Ces 8 espèces appartiennent à 25% des familles de non-Passereaux (F), 10,5% des genres de non-Passereaux (G) et représentent 9,9% des espèces de non-Passereaux (Ec). Chez ces non-Passereaux du bord de l'eau, nous comptons 1 genre par famille (G/F), 1,3 espèce par famille (E/F) et 1,3 espèce par genre (E/G). Même chose avec les valeurs des deuxième et troisième lignes mais en remplaçant «non-Passereaux» par «Passereaux» puis par «Oiseaux de l'avifaune forestière locale». Les catégories 2 et 3 ne concernent que des non-Passereaux, d'où, pour F, G et Ec, 2 valeurs relatives par rapport l'une aux catégories taxinomiques des non-Passereaux, l'autre, entre parenthèses, à celles de l'ensemble de l'avifaune.

d) Davantage d'oiseaux, surtout des Passereaux, mènent une vie terrestre en Guyane. On y observe en effet: 3 Tinamidés, 1 Cracidé, 1 Phasianidé, 1 Psophiidé, 2 Columbides, 3 Furnariidés, 7 Formicariidés, 2 Conopophagidés et 2 Emberizidés, tandis qu'au Gabon ne se rencontrent que: 3 Phasianidés, 2 Rallidés, 2 Columbides, et 1 Pittidé.

e) En valeur absolue, davantage de Passereaux sont arboricoles en Guyane; en valeur relative, la différence disparaît.

3. — Richesse spécifique selon les catégories trophiques

Le tableau IV permet de formuler les constatations suivantes:

a) Si le nombre d'espèces consommatrices d'aliments aquatiques est pratiquement le même dans les deux localités, les valeurs relatives (colonne Ea) se montrent, au Gabon, presque le double de celles de Guyane et il apparaît que ce type d'alimentation y concerne proportionnellement beaucoup plus de familles et de genres.

b) Chaque peuplement comporte à peu près la même proportion de prédateurs de vertébrés, tant diurnes que nocturnes, que ce soit au niveau des familles, des genres ou des espèces.

c) L'exploitation des fleurs, notamment pour la consommation du nectar, est beaucoup plus développée en Guyane qu'au Gabon. Le fait est en relation avec la grande variété des Trochilidés, franchement nectarivores par rapport aux Nectariniidés africains, davantage insectivores en forêt. D'où de remarquables exemples de coévolution et d'adaptations morphologiques entre les colibris et les fleurs qu'ils exploitent. Ce que l'on ne retrouve bien sûr pas chez les souimangas, du moins les forestiers car les savanicoles et ceux des défrichements s'avèrent plus nettement nectarivores. L'importance des fleurs dans l'alimentation des oiseaux, en tant que source de nectar et d'insectes, apparaît particulièrement bien durant la grande saison sèche où, en Guyane et à l'inverse du Gabon, une multitude d'espèces dépendent des arbres en fleurs.

TABLEAU III. — (suite)

Catégories d'espèces		GABON								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/G
1	Non-Passereaux	10	5,7%	66,7%	35,0%	16,1%	12,3%	1,3	1,4	1,1
	Passereaux	5	2,9%	33,3%	21,4%	10,4%	5,3%	1,7	1,7	1
	Total	15	8,6%	100%	29,4%	13,5%	8,6%	1,4	1,5	1,1
2	Total	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Diurnes	9	5,1%	69,2%	5,0%	12,5%	11,1%	7	9	1,3
	Nocturnes	4	2,3%	30,8%	5,0%	5,4%	4,9%	3	4	1,3
	Total	13	7,4%	100%	10,0%	17,9%	16,0%	5	6,5	1,3
					(9,6%)	(7,4%)				
4	Non-Passereaux	7	4,0%	87,5%	15,0%	10,7%	8,6%	2	2,3	1,3
	Passereaux	1	0,6%	12,5%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	8	4,6%	100%	11,7%	6,7%	4,6%	1,7	2	1,1
5	Non-Passereaux	51	29,1%	36,7%	60,0%	55,4%	63,0%	2,6	4,2	1,6
	Passereaux	88	50,3%	63,3%	92,9%	97,9%	93,6%	3,6	6,8	1,9
	Total	139	79,4%	100%	73,5%	75,0%	79,4%	3,1	5,6	1,8

TABLEAU IV. — Importance des diverses catégories taxinomiques selon leur régime alimentaire.

Catégories d'Aliments	Catégories d'Oiseaux	G U Y A N E								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/C
Aliments aquatiques	Non-Passereaux	6	2,6%	100%	16,7%	7,0%	6,8%	1	1,5	1,5
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	6	2,6%	100%	16,7%	7,0%	6,8%	1	1,5	1,5
Nectar	Non-Passereaux	10	4,4%	76,9%	4,2%	12,3%	11,4%	7	10	1,4
	Passereaux	3	1,3%	23,1%	6,7%	2,1%	2,2%	2	3	1,5
	Total	13	5,7%	100%	5,2%	5,8%	5,7%	4,5	6,5	1,4
Graines	Non-Passereaux	1	0,4%	100%	-	1,7%	1,1%	1	1	1
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	1	0,4%	100%	-	1,7%	1,1%	1	1	1
Fruits	Non-Passereaux	34	15,0%	51,5%	41,7%	42,1%	38,6%	2,4	3,4	1,4
	Passereaux	32	14,1%	48,5%	40,0%	24,7%	23,0%	4	5,3	1,3
	Total	66	29,1%	100%	41,0%	31,2%	29,1%	3	4,1	1,4
Arthropodes	Non-Passereaux	23	10,1%	18,1%	29,2%	28,1%	26,1%	2,3	3,3	1,4
	Passereaux	104	45,8%	81,9%	86,7%	71,1%	74,8%	5,3	8	1,5
	Total	127	55,9%	100%	51,3%	55,2%	55,9%	4,2	6,3	1,5
Vertébrés	Diurnes	9	4,0%	69,2%	8,3%	12,3%	10,2%	3,5	4,5	1,3
	Nocturnes	4	1,7%	30,8%	4,2%	5,3%	4,5%	3	4	1,3
	Total	13	5,7%	100%	12,5%	17,6%	14,7%	3,3	4,3	1,3
Cadavres	Total	1	0,4%	100%	4,2%	1,7%	1,1%	1	1	1
					(2,6%)	(0,6%)	(0,4%)			

TABLEAU IV. — (suite)

Catégories d'Aliments	Catégories d'Oiseaux	G A B O N								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/C
Aliments aquatiques	Non-Passereaux	7	4,0%	100%	30,0%	10,7%	8,6%	1	1,2	1,2
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	7	4,0%	100%	17,6%	5,8%	4,0%	1	1,2	1,2
Nectar	Non-Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Passereaux	1	0,6%	100%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	1	0,6%	100%	2,9%	1,0%	0,6%	1	1	1
Graines	Non-Passereaux	3	1,7%	75%	10,0%	3,6%	3,7%	1	1,5	1,5
	Passereaux	1	0,6%	25%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	4	2,3%	100%	8,8%	2,9%	2,3%	1	1,3	1,3
Fruits	Non-Passereaux	15	8,6%	75%	25,0%	19,6%	18,5%	2,2	3	1,4
	Passereaux	5	2,8%	25%	21,4%	8,3%	5,3%	1,3	1,7	1,2
	Total	20	11,4%	100%	23,5%	14,4%	11,4%	1,9	2,5	1,3
Arthropodes	Non-Passereaux	45	25,7%	34,1%	60,0%	50,0%	55,6%	2,3	3,7	1,6
	Passereaux	87	49,7%	65,9%	92,9%	93,7%	92,6%	3,5	6,7	1,9
	Total	132	75,4%	100%	73,5%	70,2%	75,4%	2,9	5,3	1,8
Vertébrés	Diurnes	9	5,1%	81,8%	5,0%	10,7%	11,1%	6	9	1,5
	Nocturnes	2	1,1%	18,2%	5,0%	3,6%	2,5%	2	2	1
	Total	11	6,2%	100%	10,0%	14,3%	13,6%	4	5,5	1,4
Cadavres	Total	-	-	-	-	-	-	-	-	-
					(5,8%)	(7,7%)	(6,2%)			

Note: Ce tableau se lit comme le tableau III.

d) Les deux localités possèdent, globalement, à peu près la même proportion de Passereaux consommateurs d'Arthropodes. Toutefois, si l'on ne considère que l'ordre des Passeriformes, il apparaît au Gabon une plus grande diversification en genres et espèces. Ceci fait qu'au niveau de l'ensemble du peuplement, 75,4 % des espèces s'alimentent surtout d'Arthropodes, contre 55,9 % en Guyane. La différence est principalement due à ce qu'en Guyane, 29,5 % des oiseaux mangent des fruits ou des graines, contre seulement 13,7 % au Gabon. Cette différence persiste si l'on ne considère que les non-Passereaux (39,7 % en Guyane, 22,2 % au Gabon) ou que les Passereaux (23 % contre 6,4 %). Cette plus forte spécialisation alimentaire sur les fruits en Guyane par rapport au Gabon se retrouve également au niveau des familles et des genres. Précisons aussi que les frugivores stricts ou quasi tels sont plus nombreux en Guyane qu'au Gabon où ne sont réellement tels que les touracos, les pigeons, les perroquets et quelques barbus, les autres espèces incluant une part plus ou moins importante d'Arthropodes dans leur régime.

4. — *Richesse spécifique et utilisation du milieu*

Avec la distinction de catégories trophiques, nous avons déjà donné une première image de l'utilisation du milieu par les diverses espèces. Nous pouvons tenter d'aller un peu plus loin. Nous n'avons toutefois pas encore une assez bonne connaissance de la biologie et surtout de l'organisation sociale de toutes les espèces, notamment en Guyane, pour intégrer des variables comme les modalités de la recherche de la nourriture, les caractéristiques de la nidification, les types de systèmes sociaux... Tout au mieux avons-nous recueilli des indices qui suggèrent un plus grand nombre d'espèces territoriales au Gabon qu'en Guyane, ou plutôt qu'au Gabon beaucoup plus d'espèces qu'en Guyane présentent une organisation sociale fondée sur le couple ou le groupe familial qui défend son domaine vital contre l'intrusion de congénères et ceci tant chez les non-Passereaux que chez les Passereaux. Le fait semble en rapport avec le régime alimentaire plus insectivore des oiseaux gabonais.

En mettant de côté les rapaces et les consommateurs d'aliments aquatiques, nous pouvons examiner la richesse spécifique de chaque peuplement en fonction de la localisation dans l'architecture forestière (tableau V).

Il apparaît ainsi qu'en Guyane, davantage d'espèces, surtout des Passereaux, recherchent leur nourriture au sol. Cette tendance demeure si l'on porte l'analyse sur les familles et les genres. Il est également intéressant de remarquer qu'au Gabon, tous les terrestres sont surtout consommateurs d'Arthropodes alors qu'en Guyane, seuls les Passereaux le sont, les non-Passereaux étant principalement frugivores.

La richesse spécifique (exprimée en valeur relative) augmente à mesure que l'on passe du sol au sous-bois puis à la voûte, et ceci dans les deux peuplements. Cependant, l'occupation verticale du milieu apparaît plus régulière en Guyane qu'au Gabon, en ce sens qu'en Guyane, non seulement les oiseaux se montrent plus stricts et plus constants dans leur localisation mais que, proportionnellement, plus d'espèces centrent leurs activités de recherche alimentaire sur les diverses strates du sous-bois de sorte que, tant chez les non-Passereaux que chez les Passereaux, la concentration au-dessus de 20 m s'y avère plus atténuée qu'au Gabon (39,6 % des espèces contre 50,9 %).

Un autre point saillant du tableau V réside dans le fait qu'en Guyane, 12,8 % des espèces (12,5 % des non-Passereaux et 12,9 % des Passereaux) s'alimentent en fouillant les écorces et les touffes d'épiphytes contre les troncs alors qu'au Gabon cette spécialisation ne concerne que 5,1 % des espèces (6,2 % des non-Passereaux et 4,3 % des Passereaux). Ceci est en rapport avec la plus grande richesse en pics du peuplement guyanais et aussi avec la remarquable radiation de la famille néotropicale des Dendrocolaptidés, Passereaux hautement spécialisés dans l'exploitation des troncs.

La comparaison d'une faune à l'autre des consommateurs d'Arthropodes dans les feuillages montre 109 espèces au Gabon contre 85 en Guyane, différence qui s'accuse davantage si l'on prend les valeurs relatives: 62,3 % de l'avifaune au Gabon, 37,4 % en Guyane. Cette catégorie regroupe à peu près le même nombre

TABLEAU V. — Richesse spécifique selon les principales catégories trophiques et la localisation dans l'architecture forestière.

		GABON			GUYANE			
		NP	P	T	NP	P	T	
Arthropodes	Sol	7 (2,3) (1,2)	5 (2,5) (1,2)	12 (2,4) (1,2)	0	13 (3,2) (1,3)	13 (3,2) (1,3)	
		0-2 m	0	0	0	0	0	
	Troncs	2-10 m	2 (2) (1)	1 (1) (1)	3 (1,5) (1)	3 (3) (1)	5 (5) (1)	8 (4) (1)
		10-20 m	1 (1) (1)	2 (1) (1)	3 (1) (1)	4 (4) (1)	6 (3) (1,2)	10 (3,3) (1,1)
		> 20 m	2 (2) (1)	1 (1) (1)	3 (1,5) (1)	4 (4) (1)	7 (3,5) (1)	11 (3,7) (1)
		0-2 m	1 (1) (1)	15 (3,7) (1,4)	16 (3,7) (1,1)	0	16 (3,7) (1,1)	16 (3,2) (1,1)
	Feuillages	2-10 m	2 (2) (1)	6 (3) (1,2)	8 (2,7) (1,1)	1 (1) (1)	20 (4) (1,2)	21 (3,5) (1,2)
		10-20 m	3 (1,5) (1)	17 (2,1) (1,3)	20 (2) (1,2)	4 (1) (1)	17 (4,2) (1,2)	21 (2,6) (1,2)
		> 20 m	25 (3,6) (1,8)	40 (4) (1,4)	65 (3,8) (1,5)	7 (1,7) (1,4)	20 (2,5) (1,1)	27 (2,2) (1,2)
		0-2 m	3 (1,5) (1,5)	1 (1) (1)	4 (1,3) (1,3)	8 (1,6) (1,1)	1 (1) (1)	9 (1,5) (1,1)
Graines & Fruits	Arbre	0-2 m	0	0	0	0	0	
		2-10 m	0	0	0	0	4 (2) (1)	
		10-20 m	0	0	0	1 (1) (1)	6 (1,5) (1,2)	7 (1,4) (1,2)
		> 20 m	15 (3) (1,4)	5 (1,7) (1,2)	20 (2,5) (1,3)	26 (3,7) (1,5)	21 (4,2) (1,3)	47 (3,9) (1,4)
Nectar		0-2 m	0	0	0	0	0	
		2-10 m	0	0	0	7 (7) (1,7)	0	7 (7) (1,7)
		10-20 m	0	0	0	0	1 (1) (1)	1 (1) (1)
		> 20 m	0	1 (1) (1)	1 (1) (1)	3 (3) (1)	2 (2) (2)	5 (2,5) (1,2)

Note: NP = non-Passereaux; P = Passereaux; T = Total. Dans chaque case est indiqué le nombre d'espèces et en-dessous, entre parenthèses, à gauche le nombre d'espèces par famille, à droite le nombre d'espèces par genre.

d'espèces de Passereaux de part et d'autre (78 au Gabon, 73 en Guyane), toutefois là encore les valeurs relatives accroissent l'écart : 83 % des Passereaux au Gabon contre 52,5 % en Guyane. Chez les non-Passereaux, tant en nombre d'espèces (31 vs 12) qu'en valeur relative (38,3 % vs 13,6 %), le contraste est flagrant entre les deux peuplements, avec davantage de consommateurs d'Arthropodes dans les feuillages au Gabon.

En revanche, le peuplement d'oiseaux forestiers de Guyane apparaît plus riche en frugivores, d'une part en espèces terrestres (4 % de l'avifaune, 0,7 % des Passereaux et surtout 9,1 % des non-Passereaux, contre respectivement 2,3 %, 1,1 % et 3,7 % au Gabon) et, d'autre part, en arboricoles. Cette dernière catégorie d'oiseaux montre une diversification autrement plus forte en Guyane qu'au Gabon puisque, globalement, 25,5 % (contre 11,4 %) l'y concernent. Cette différence porte à la fois sur les non-Passereaux (27 soit 30 % des espèces de non-Passereaux, contre 15 soit 18,5 %) et, encore plus accusée, sur les Passereaux (31 soit 22,3 % des espèces de Passereaux, contre 5 soit 5,3 %). L'examen des familles et des genres révèle que les divergences dans la composition des deux peuplements au niveau des frugivores arboricoles relèvent surtout d'une remarquable diversification des Passereaux. Nous trouvons en effet des valeurs assez voisines pour les non-Passereaux : 6 familles (25 %) et 17 genres (29,8 %) en Guyane contre 5 familles (25 %) et 11 genres (19,6 %) au Gabon. En revanche, chez les Passereaux, 6 familles (40 %) et 23 genres (23,7 %) en Guyane contre seulement 3 familles (21,4 %) et 4 genres (8,3 %) au Gabon, ont des représentants dont le régime alimentaire repose sur la consommation des fruits sur les arbres.

CONCLUSION

Il existe de grandes différences de composition et de diversification taxinomique entre les deux peuplements. Nos données rejoignent tout à fait celles déjà signalées par d'autres (AMADON, 1973; DORST, 1973; KEAST, 1972; MOREAU, 1966), en ce sens que la similitude taxinomique est très faible mais que le peu qui existe est mieux marqué chez les non-Passereaux que chez les Passereaux. En effet, les deux continents diffèrent essentiellement dans leurs proportions respectives de Passereaux et aussi du fait qu'en Amérique du Sud, contrairement à l'Afrique, les Suboscines dominent largement les Oscines. Si l'on admet que ces derniers sont plus récents et tendraient à supplanter les autres partout, sauf en Amérique du Sud, plus longuement isolée (cf. MAYR et AMADON, 1951; AMADON, 1957), il apparaît alors que d'importants facteurs historiques sont intervenus dans la structuration de ces peuplements.

Les analyses en fonction des paramètres écologiques (microhabitat, type d'alimentation, substrat et localisation dans l'architecture forestière lors de la recherche de nourriture) font là encore ressortir les différences plus marquées chez les Passereaux que chez les non-Passereaux. Toutefois, à l'évidence les deux peuplements se sont constitués sur des bases différentes. Le caractère frugivore de l'avifaune, bien que de part et d'autre les oiseaux soient globalement animalivores, est nettement plus accusé en Guyane qu'au Gabon. L'occupation du milieu est également autre avec une exploitation différentielle du sol, des divers niveaux du sous-bois et aussi des écorces.

Les deux peuplements ont donc apparemment suivi des voies évolutives différentes dont il faut chercher les origines dans l'histoire des blocs forestiers. Il est d'ailleurs symptomatique que les écologistes travaillant actuellement sur les oiseaux tropicaux prennent de plus en plus conscience (KARR, 1980; PEARSON, 1977; TERBORGH, 1980) de l'importance du facteur historique, notamment les modalités et les taux de spéciation (DORST, 1974, 1976; HAFFER, 1969, 1974; KEAST, 1972; VANZOLINI, 1973) dans la structuration des peuplements et aussi comme l'une des explications majeures de la richesse spécifique des forêts tropicales, et singulièrement néotropicales, conjointement à celles évoquées de manière plus classique dans la littérature écologique (cf. PIANKA, 1966; TERBORGH, 1980).

BIBLIOGRAPHIE

- AMADON (D.), 1957. — Remarks on the classification of perching birds, order Passeriformes. *Proc. Zool. Soc., Calcutta*, Mookerjee Mem. Vol., 259-268.
- 1973. — Birds of the Congo and Amazon forests: a comparison. pp. 267-277 in B. J. MEGGERS *et al.* (ed.), Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Institution Press, Washington.
- BROSSET (A.) et DRAGESCO (J.), 1967. — Oiseaux collectés et observés dans le haut Ivindo. *Biol. Gabonica*, 3, 59-88.
- BROSSET (A.) et ÉRARD (C.), 1977. — New faunistic records from Gabon. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, 97(4), 125-132.
- CABALLÉ (G.), 1978. — Essai sur la géographie forestière du Gabon. *Adansonia*, 17(4), 425-440.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1971. — Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biol. Gabonica*, 7, 121-228.
- DORST (J.), 1973. — Distribution des familles dominantes au sein de l'avifaune d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie, et ses relations avec l'évolution dans ces masses continentales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277 (D), 1773-1777.
- 1974. — Hypothèses sur les causes de la diversification et de la richesse spécifique de l'avifaune néotropicale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278 (D), 2535-2540.
- 1976. — Historical factors influencing the richness and diversity of the South American avifauna. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 16, 17-35.
- DUBOST (G.), 1978. — Un aperçu sur l'écologie du Chevrotain africain *Hyemoschus aquaticus* Ogilby, Artiodactyle Tragulidé. *Mammalia*, 42, 1-62.
- ÉCOTROP, 1979. — Liste des vertébrés de la région de Makokou, Gabon. Doc. ronco., Paris, 42 p.
- GUILLOTIN (M.), 1981. — Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers terrestres de Guyane française. Thèse 3^e cycle, Montpellier.
- HAFFER (J.), 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131-137.
- 1974. — Avian speciation in tropical South America. *Nuttall Orn. Cl. Publ.*, 14, 1-390.
- HAMEL (P. J.), 1980. — Avifauna of the Kifu and Mabira forests, Uganda. *Proc. Pan-African Orn. Congr.*, 4, 135-145.
- HARRISON (J. L.), 1962. — The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 31, 53-63.
- HAVERSCHMIDT (F.), 1968. — Birds of Surinam. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HLADIK (A.), 1978. — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. pp. 51-71 in G. G. MONTGOMERY (ed.), The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KARR (J.), 1975. — Production, energy pathways, and community diversity in forest birds. pp. 161-176 in F. B. GOLLEY et E. MEDINA (eds.), Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, New York.
- 1976a. — Within and between habitat avian diversity in African and Neotropical lowlands habitats. *Ecol. Monogr.*, 46, 457-481.
- 1976b. — Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.*, 110, 973-994.
- 1980. — Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. *Auk*, 97, 283-298.
- KARR (J.) et JAMES (F. C.), 1975. — Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities, pp. 258-291, in M. L. CODY et J. M. DIAMOND (eds.), Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- KEAST (A.), 1972. — Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America and Australia. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 15, 594-622.
- LEIN (M. R.), 1972. — A trophic comparison of avifaunas. *Syst. Zool.*, 21, 135-150.
- MAYR (E.) et AMADON (D.), 1951. — A classification of Recent birds. *Amer. Mus. Novit.*, 1496, 1-42.
- MONROY JR. (J. J.), BOCK (W. J.) et FARRAND JR. (J.), 1975. — Reference list of the birds of the world. Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- MOREAU (R. E.), 1966. — The bird faunas of Africa and its islands. Academic Press, Londres et New York.
- PEARSON (D. L.), 1977. — A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor*, 79, 232-244.

- PLANKA (E. R.), 1966. — Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100, 33-46.
- SHORT (L. L.), 1980. — Chaco woodland birds of South America — some African comparisons. *Proc. Pan-African Orn. Congr.*, 4, 147-158.
- SLUD (P.), 1960. — The birds of finca «La Selva», Costa Rica: a tropical wet forest locality. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121, 55-148.
- 1964. — The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 128, 1-430.
- 1976. — Geographic and climatic relationship of avifaunas with special reference to comparative distribution in the Neotropics. *Smithsonian Contrib. Zoology*, 212, 1-149.
- TERBORGH (J.), 1980. — Causes of tropical species diversity. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 17, 955-961.
- VANZOLINI (P. E.), 1973. — Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests, pp. 255-258 in B. J. MEGGERS *et al.* (ed.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- VUILLEUMIER (F.), 1978. — Remarque sur l'échantillonnage d'une riche avifaune de l'ouest de l'Écuador. *L'Oiseau et R. F. O.*, 48, 21-36.